十字花科蔬菜育種

沈　再　發
台灣省農業試驗所鳳山分所

概　念

十字花科植物包括有51屬，計約218種，其中蕓苔屬 (*Brassica*)就有37種為最多者。本科內包括許多重要之蔬菜、油菜、飼料及藥用作物。蔬菜上以蕓苔屬(*Brassica*)和蘿蔔屬(*Raphanus*)為最重要。從育種的觀點看，主要十字花科蔬菜如甘藍、結球白菜、花椰菜、蘿蔔等有下列幾種共同特性:

1.大部分種類需經一段時間的低溫，才能形成花芽和開花。
2.屬異交作物，通常為蟲媒，特別是蜜蜂。
3.大部分有自交弱勢現象，(芥菜、西洋油菜除外)。
4.主要收穫物在開花前，所以宜在可售產物時期行選拔或評價。

茲以甘藍為例，育種上之主要過程說明如下:

生育階段		主要過程
營養生長	種子	
	↓	
	幼苗	
	↓	在一般生長條件下作田間試驗
	幼苗期(juvenile phase)	
	↓	
	可售產物←------選拔	
	↓	
	營養生長之維持或繁殖越冬	
	(需一定期間的低溫，以促進花芽形成)	
	↓	
生殖生長	開花←------------------------------	授粉(蜜蜂或人工)
	↓	
	種子之發育	
	↓	
	種子成熟←--------------------------	種子採收

從以上之過程。可知選拔→營養繁殖之維持→開花授粉，爲很重要的步驟，茲分述如下:

選　　拔

育種工作的開始是行品種試作，結束也是行品種試作，從開始到結束的重要工作就是選拔。選拔時由於每一族群之變化有其遺傳上的背景，且在栽培時除了遺傳背景外，加上環境因素上的變化，因此很難能正確的行此工作。但是，在正常的季節行選拔是最重要的，選擇耐熱的品種就得在夏季栽培，選拔晚抽苔性的品種就得在冬季栽培。 例如: 6、7、8月高溫季節的早生花椰菜、甘藍、結球白菜，就得需在此成熟時選拔，並將此選拔植物體維持到其開花季節。如果在開花季節才行選拔，也就失去耐熱性的意義。其他生態上的特性，除耐熱性、晚抽性外，如耐病性、耐寒性、高溫結球性、低溫結球性、早熟多收性、耐濕性、耐旱性、及貯藏性等，都需依所訂育種目標，來行選拔的。

營養繁殖及維持

一、目的

1.繁殖子代用: 所選拔之個體必需越多，才能誘起花芽分化和開花，繁殖下一代用。
2.半永久性維持: 爲評估所選拔植物與子代的遺傳關係，此植物必需維持數年。
3.永久性的親本維持: 爲維持遺傳上有不變的親本，保持其營養系之繼續維持繁殖。
4.大規模之繁殖用: 以同樣的營養系大量繁殖供交配檢定用，並可用於優良植物的大規模種子的生產。同時可用於同一營養系的不同條件下試驗用。

二、方法—通常以下列扦插法來維持

1.芽尖扦插法: 此爲可靠而簡單的一種方法，以甘藍爲例，經選拔後去掉球葉，於是從莖上長出許多的側芽，利用此側芽行扦插。爲增加扦插的成活率，扦插前插穗基部可塗發根生長素，如α-NAA或β-IAA等，同時爲抑制蒸散作用的過旺盛，扦插床最好能保持較高的空氣濕度，在荷蘭插於四份泥炭土和一份砂的混合土壤中，苗床用玻璃框蓋起來，使保持適當濕度。並使土壤能保持20～22℃，此種方法，在青花菜也很容易長出側芽，但是結球白菜，由於不易長側芽，因此，無法用此法繁殖維持。
2.根莖插法: 營養系也可以由根莖插來維持，如花椰菜雖然不容易長側芽，但是，於花球收穫後，在根莖部長不定芽，此不定芽就可用來保持所選的個體。
3.莖葉插法: 由芽尖扦插和根莖扦插法，從一株植物最多僅可繁殖10～20株而已，如以莖葉插法，甘藍於越冬開花後，溫度升高而又變成營養生長，此時具有很長的莖，將此莖剪成 2公分長，帶有葉和芽的插穗，不僅可使一單株在短時間內可得 100以上的插穗，同時又容易成活。
4.其他: 利用組織培養技術，持植株之根莖葉、花或芽等器官行培養以維持。例如: 由花椰菜、青花菜之花蕾， 在20℃以上溫度，於 Linsmaire 與 Skoog (1965)培養基內，添加適當之 Kinetin 和 IAA，可誘成植物體以保持營養系。其他結球白菜之腋芽培養也已可能。

授 粉 技 術

一般自然授粉時，以蜜蜂、大黃蜂和蠅類爲媒，但是行人工授粉時，其技術如下:

1.用具: 授粉夾、75%酒精 、12×36 硫酸紙袋、標示牌、迴紋針、毛巾、鉛筆、紅白毛線、圓形培養皿、和授粉箱等。

2.授粉: 套袋前將已開的花全部摘除。經3～4天後行授粉工作，自交授粉時，以紅毛線繫結分爲開花部分和蕾期部分，用授粉夾撥開蕾期花蕾使柱頭凸出，並以當日新鮮花粉，一次行開花和蕾期授粉。行雜交授粉時，一般將未開之花蕾剪掉，僅行開花授粉 (須具備自交不親和條件者)，授粉後於花瓣枯黃脫落時將硫酸紙袋打開。

育 種 方 法

一、選種

以個體或系統之族群爲對象，加以選拔的育種方法，依操作之差異分爲混合選拔法、系統混合選拔法和分群混合選拔法等。

1.混合選拔法(mass selection)

爲幾個世紀以來，最簡單的繁殖法，用於維持族群。起初種子播於田間，開花後自然採取種子，後來的人在種子生產時除去劣株(負集團選拔)，而近百年來，則以選出優良之植株作採種(正集團選拔)，選出之植株，在越冬後同時開花，收取種子，此種方法所需技術及費用都較少，且很快的可將所需特性選出，但是此法無法得到很整齊的一致性和完整不變的後代，而需有精練的經驗繼續選拔。對於那一類個體形態之選拔要能把握。且選拔時，常爲顧及其整齊性時，常把所選拔株數過少，而引起其後代生長勢減少或採種量減少現象。因此，選拔時儘量要株數多些，至少要在50株以上，同時對於各種形質上最好能選出各樣形態而混合爲宜。

方法: 第一年將所搜集的在來種依品種別選出優良個體，行自然授粉採種，將種子混合。第二年仍依品種別將第一年所採種子播種後，再自其中選拔優良個體採種，種子混合後同樣行第三年之選拔工作。通常三年之選拔就對原品種之特性有所改良的。

值得注意的是對於已改進良好的品種，以此方法的效果不大，只可用爲該品種特性維持的方法。

2.系統混合選拔法(pedigree mass selection)

以系統之集團爲對象的選拔方法。原理與混合選拔相同，但是對於收量等之數量性狀選拔時，以個體爲單位行調查。所選個體作爲系統栽培，行系統之比較，以決定選拔系統和個體。

其方法於第一年自隔離栽培之在來品種中行個體選拔，以個體別採種，第二年以個體別行系統栽培，就其中系統選拔淘汰不良者。第三年所選之系統繼續以系統栽培與系統選拔。如此行系統選拔2～3代之優良系統，將其種子全部混合，於隔離地行混合採種。

本方法在數量性狀上或特定性狀之選拔較一般混合選拔效果大，適於本地種混雜時使用。

篠原(1958)爲避免混合選拔法之難達整齊性和系統混合選種法有遺失優良基因之虞，同時能在短期內達到選拔之效果，提出母系選拔法 (maternal line selection)。其方法爲自許多基因型之集團中，選拔具有生產力强的母株，以自然授粉方式行採種。此方法又叫多父育種法。自基本集團中選出 100株以上之母本種於原種圃，在其中央種植所選之特優母本20株，以自然授粉後行個體別採種。次年以所採單株種子行系統栽培選拔最優之2～3系統，再就2～3系統中選出20株爲優良母本種植於原種圃中間，於其周圍種植自其他系統所選之母本，並行天然授粉採種。繼續2～3年可得到較整齊之品種。其模式如圖1。

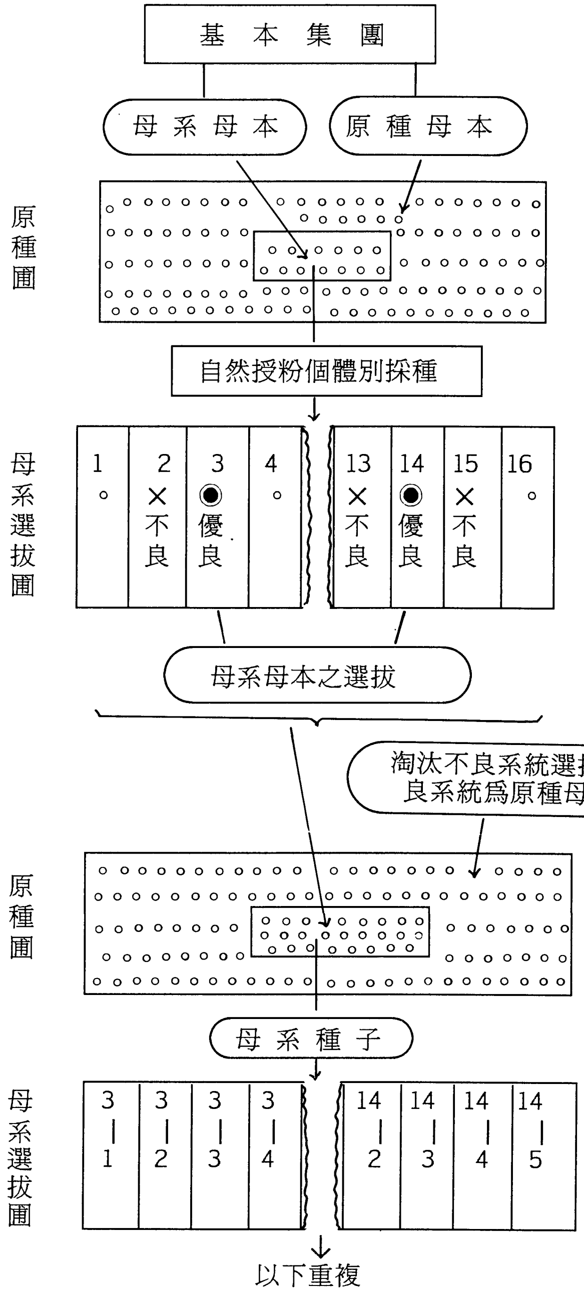


圖1. 母系選拔法之模式圖(篠原, 1958)

3.分群混合選拔法(group mass selection)

本地品種由於含有許多不同的基因型，外形差異甚大，可將性狀相似的植株選拔混合成爲一個群，性狀不同可爲不同的群，將這些不同的群隔離採種，然後進行各群之比較試驗並可繼續選拔優良群。各群中對於目標性狀仍以混合選拔方法行之。

此方法爲：本地品種→分群(群別中之選拔個體混合)→群間比較試驗→優良群之選拔及群內混合選拔→優良群之決定。其模式如圖2.

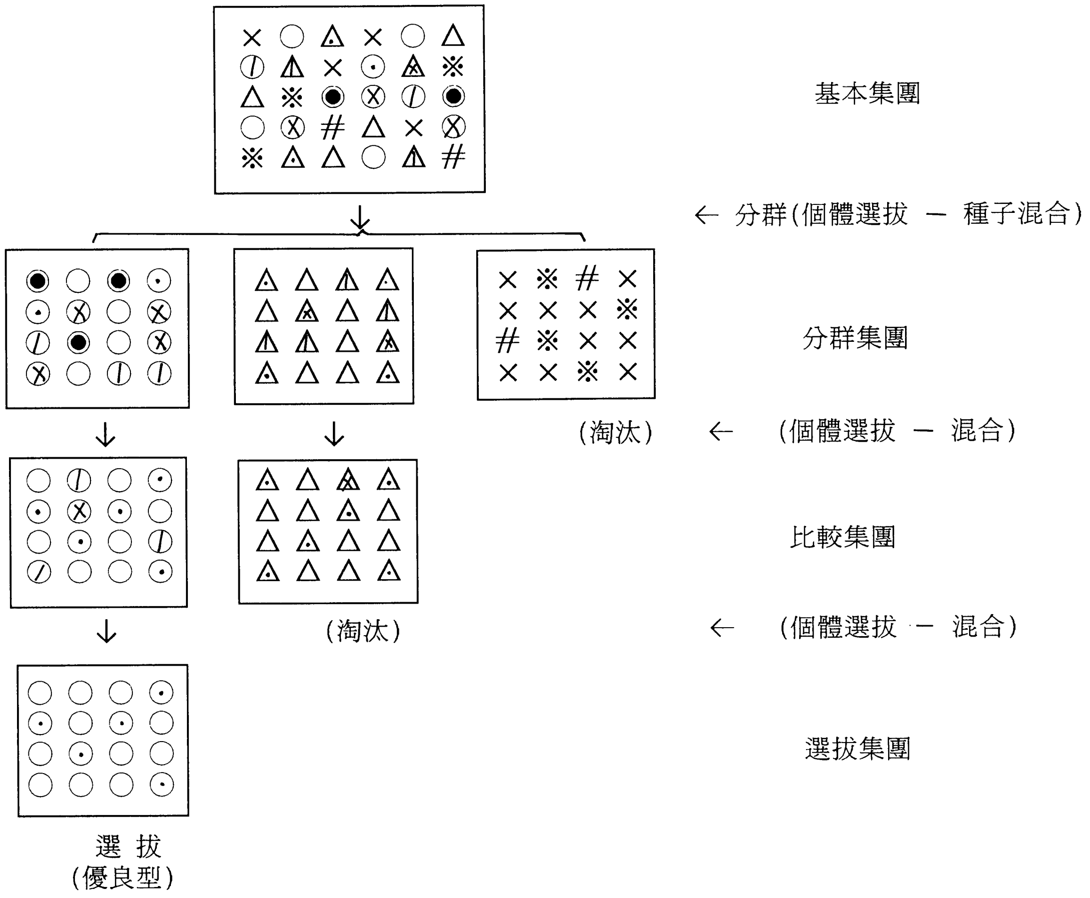


圖2. 分群混合選拔法之模式圖

二、利用自交不親和性以育成雜交一代品種

1.意義

健全之花於行自交或其特定系統間的授粉時，不產生結實之現象，此種不親和性僅由 S-alleles 存在所形成。在一個族群中行自交數代後可以分離出許多不親和性基因。這些同位於單基因座上的許多等位基因稱爲 S-alleles。

此種利用自交系內相互交配爲不親和性(sib-incompatibility)的兩個自交系，其雜交爲親和性者(cross-compatibility)，在自然條件下以媒介昆蟲行授粉，達到雜交一代品種的育種方法。此法育成之品種具備有下列優點:

(1).雜種優勢性。

(2).整齊性。

(3).永續性。

(4).種子易生產性。

許多之生態特性如耐病性、抗蟲性、耐熱性、耐寒性、高溫結球性、低溫結球性、晚抽性、早熟多收性、耐旱性、耐濕性等可利用二系統之雜交得到此特性。十字花科蔬菜爲異花授粉作物爲主，形質之整齊性難能一致。由集團選拔之品種，因個體間有不同基因之集團，如栽培地或時期不同時常因環境之變化，其遺傳基因之環境反應也發生變化，而不能達到整齊性。而該項之增殖時，也常因育種者或年限之不同，而產生品種之特性逐漸變異的情形。爲要提高此整齊度，自交後可行形質上相同者之選拔。可是自交若干代後，雖然形質上達固定，其生長勢卻發生衰弱，所謂自交弱勢現象，同時有採不到種子的自交不親和性發生。因此利用不同系統特性相互交配成一代雜種，不僅性狀之整齊(整齊性)，同時增加了雜種優勢性。由於兩親本皆爲純系，每年用同樣親本所採取之種子，皆爲相同之一代雜種(永續性)。此一代雜種爲隔行種植不同親本，利用蜜蜂授粉， 在種子生產上當是輕而易舉的(種子易生產性)。

2.不親和性之利用

在所選拔之品系行數代自交後，可以發現到S等位基因，我們可以列如: S_1、S_2、S_3 … Sn。而此自交系內之S_1S_2自交是沒有種子的，同樣的也有相同遺傳組成的，其S_1S_1之自交也是沒有種子的。當自交系內的個體間相互交配(或稱爲兄妹間交配)爲不親和性者，稱之爲兄妹不親和性(sib-incompatibility)。以兩個具有不同等位基因 S，其相互間雜交爲親和性(cross-compatibility)的系統，於自然條件下以蜜蜂爲媒介，則可採到雜交品種，如A系統(S_1S_1)×B系統(S_2S_2)→雜交種子(S_1S_2)。由此兩個系統所取的雜交種，叫單雜交。如果由此兩個單雜交再相互雜交，所產生的叫雙雜交。

十字花科蔬菜之自交不親和性是屬於胞子體型(sporophytic type)，決定於雌雄兩植物的胞子體之基因組成，與煙草、百合等決定於雌植物和雄植物體的配子體型 (gametophytic type)有所不同的。胞子體型的兩親本交配時，只要有一或二個相同的 S 基因存在時，則其交配不發生受精而沒有種子。例如:

S_1 S_2 × S_1 S_2 (花粉: S_1 和 S_2)

↓

不稔(胞子體型)

S_1 S_2 × S_1 S_3 (花粉: S_1 和 S_3)

↓

不稔(胞子體型)

如其爲配子體型時則爲親和性。如：

$S_1 S_2 \times S_1 S_3$

↓

$S_1 S_3$ ，$S_2 S_3$

如爲不同 S 基因相互交配時，則爲親和性並產生種子。如:

$S_1 S_2 \times S_3 S_4$

↓

稔性

$S_1 S_3$ ，$S_2 S_3$ ，$S_1 S_4$ ，$S_2 S_4$

然而許多十字花科蔬菜上的不親和性系統，發現有修飾基因之存在。除了等位基因 S之外，發現此 S 基因間具有顯隱性之分，並且相同 S 基因在柱頭和花粉上的顯隱性關係並不一致。因此，如S_1S_3 植物上產生的S_3花粉，由於S_3對S_1表顯性，以S_1S_2 爲母本時，雖具有共同之S_1基因，但其爲親和性。

$S_1 S_2 \times S_1 S_3$ (花粉: S_1 和S_3 ，而S_3 對S_1 表顯性)

↓

$S_1 S_3$ ，$S_2 S_3$ ，$S_1 S_2$ ，$S_1 S_1$

通常其顯性關係之表示法以

$S_x > S_y$　表S_x 對S_y 顯性。

$S_x : S_y$　表S_x 對S_y 等位性。

利用基因 S在柱頭上和花粉上的顯隱性關係，治田(1962)將多年之十字花科蔬菜育種分成下列四類型可達實際應用。列如表 1。

3. S基因顯隱性關係及其雜交之利用

(1).二對 S 基因

以兩個不同的 S 基因相互雜交而成，即爲單交(single cross)。如果兩對 S 基因具有顯隱性之分，依上述四類型之親和性，如爲第Ⅰ類型時，S_b 對S_a 表顯性，則可以三向雜交(three-way cross)之利用，如$S_aS_a \times S_aS_b$ 兩親皆爲親和。如爲第Ⅱ類型$S_aS_a \times S_aS_b$ → 親和，而$S_aS_b \times S_aS_a$→不親和，即一親不親和。第Ⅲ類型時 $S_aS_a \times S_aS_b$ →不親和，而 $S_aS_b \times S_aS_a$→親和·，同樣爲一親不親和。如爲第Ⅳ類型時，則二對 S 基因不能作三雜交利用(如圖3)。

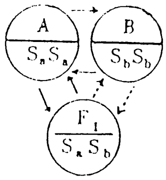
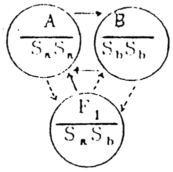
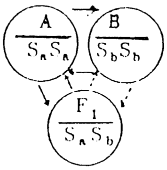
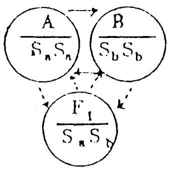
(2).三對 S 基因

以三對不同 S基因，則無論那一種類型皆可作三雜交利用，且其兩親皆爲親和性。如圖4。同樣的，三對 S 基因也可作雙雜交利用，如圖4。如$(S_aS_a \times S_bS_b) \times (S_aS_a \times S_cS_c)$，不論爲第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ類型，兩親皆爲親和性。第Ⅳ類型則爲不親和性。而$(S_aS_a \times S_bS_b) \times (S_bS_b \times S_cS_c)$ ，其第Ⅰ類型時，兩親皆爲親和性，如爲第Ⅱ或第Ⅲ類型時，則一親爲親和性，另一親爲不親和性。第Ⅳ類型時，則不能利用爲雙雜交。餘此類推如圖4。

(3).四對 S 基因

四對不相同之 S 基因，依四種類型有不同的許多雙雜交組合利用(如圖5)。其無共

表 1. 十字花科蔬菜的自交及雜交不親和性之遺傳型分類表(治田 1962)

類型	遺傳基因型	基因之顯隱性關係 ♀	基因之顯隱性關係 ♂	供試品種或系統名 孢子甘藍	結球甘藍	青花菜	結球白菜	蕪菁	蘿蔔
I		$S_a < S_b$	$S_a < S_b$	泉州孢子甘藍 S_1K-1-7 泉州孢子甘藍 S_2K7-1-11	Alde Copenhagen Market S_1A_3-5-6-2 Slow Bolting Flat Dutch SoB$_2$ 中野極早生S 271-3				
II		$S_a : S_b$	$S_a < S_b$		Surehead SoSul Danish Ball Head So D_2 Copenhagen Ma S_2c1-13-3	Morses Medium E. S_1 Me6-4	京都白菜3號 S_4K26-5-9-2-3 松島純3號 SoM1 松島純3號 SoM7	聖護院大蕪菁 SoM$_1$	黑葉美濃早生 SoB$_3$ 耐病美濃早生 SoMp11
III		$S_a < S_b$	$S_a : S_b$		前田晚霜 S_1M4-4				
IV		$S_a : S_b$	$S_a : S_b$				京都白菜3號 S_3K20-3-8-2 野崎春蒔1號 SoN7 錦帶白菜 SoKT17	早生小蕪菁 S_1T_2-3	綠葉美濃早生SoY1 綠葉美濃早生SoY2 耐病美濃早生 SoMA12 耐病美濃早生 SoME11

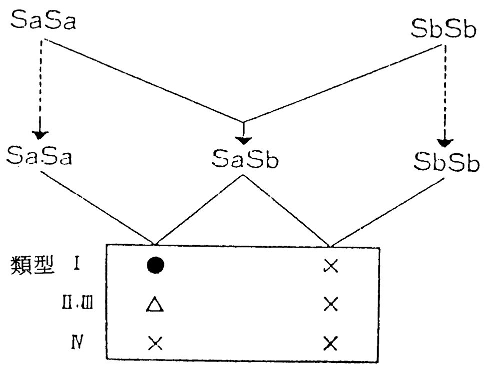
-------- 雜交不親和性

———— 雜交親和性

———→ 授粉之方向

同基因時，不論何種類型，兩親本皆爲親和性，如$(S_aS_a \times S_bS_b) \times (S_cS_c \times S_dS_d)$。共同基因爲顯性時，其第 I 、II 、III 類型兩親皆爲親和，而第IV型則爲兩親都不親和。共同基因在一親中爲顯性而另一親中爲隱性時，其第 I 型爲兩親皆親和，第 II 、III 型則一親

A. 二對不同S等位基因之三向雜交利用



B. 三對不同S等位基因之三向雜交利用

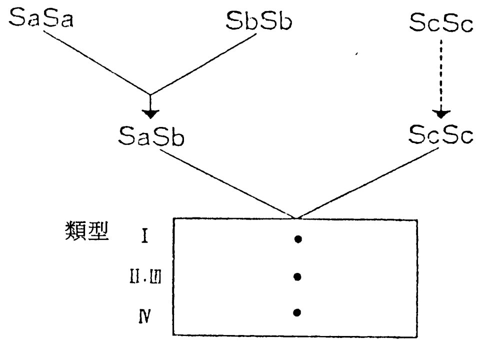


圖3. 二或三對S等位基因之三向雜交利用。
(基因顯隱性關係：I II III型爲a<b<c，IV型爲a:b:c；
●兩親都親和，△一親不親和，×兩親都不親和)

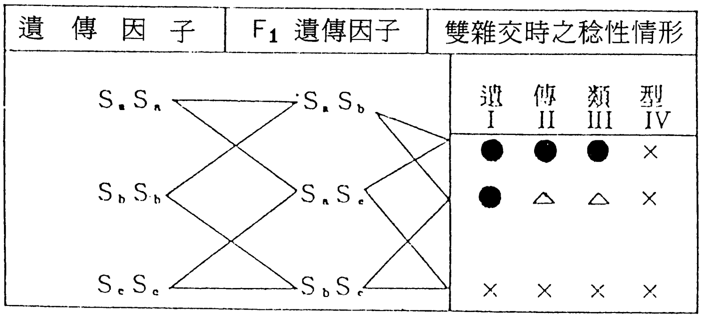
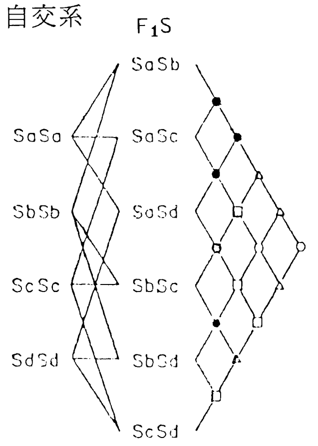


圖4. 三對S基因之雙雜交利用 (治田 1962)
註：顯隱性關係……I II III型爲a<b<c，IV型爲a:b:c
●……兩親皆親和
△……一親爲親和，片親爲不親和
×……兩親皆不親和



雜交F_1之基因型		類型 I	II	III	IV
○無共同基因		＋	＋	＋	＋
●共同基因為顯性		＋	＋	＋	－
△共同基因在一親中為顯性另一親中為隱性		＋	±	±	－
□共同基因在兩親中皆為顯性		－	－	－	－
可能之雙交組合數	基因數 3	2	1	1	0
	4	11	7	7	3
	5	35	25	25	15

圖5. 四對S基因之雙交利用（治田 1962)
(基因顯隱性關係：Ⅰ.Ⅱ.Ⅲ型為a<b<c<d；第Ⅳ型為a:b:c:d；+：兩親皆親和；-：兩親都不親和；±：一親可親和)。

為親和，另一親為不親和。第Ⅳ型則兩親皆不親和。還有共同基因在兩親中皆為顯性時，不論為何種類型兩親都不親和。因此，四對 S基因可以作雙雜交的組合數，於第Ⅰ類型可能產生11個組合。第Ⅱ和第Ⅲ類型各有7種組合，而第Ⅳ類型僅有3種可能。

上述 S 基因之利用，係依據 S 基因成直線式顯性關係所做的模式圖，但是所育成的自交系，並不一定是如所述的$S_a<S_b<S_c<S_d$的理想順序。而且同一 S 基因在柱頭上和花粉上的顯隱性關係並不一致。Tompson 和 Taylor (1966)自芥藍分離許多之 S基因，列於圖6。不僅 S 基因在柱頭與花粉的顯隱性或等位性不同，其顯性之表現於柱頭上比花粉更沒有呈直線性的排列。因此，在實際利用上就有所限制的。

4.不親和性基因顯隱性關係之檢定

在育種過程中如何分辨自交之因子和顯隱性關係，是很重要的步驟。其檢定方法是，首先我們取一些親本，假如其含有因子型 S_aS_b(= I_0 世代)，將此植物行蕾期授粉，並同時行營養繁殖。從自交的後代(I_1 世代)，取至少13個個體行相互正反交配(因為至少能找到一個植物具有三個基因型的機率)並也與營養繁殖的親本行相互正反交配。

假如親本(I_0 世代)因子型為S_aS_b，其自交子代(I_1 世代)我們可以發現，有S_aS_a，S_aS_b，S_bS_b 約為 1：2：1 比例。由雜交的結果，我們可以得到下列的可能性(假定 $S_a<S_b$)。

可能性A：有1/4的交配其相互正反交配皆為親和性，其餘之交配 (3/4)為不親和性。此雜交親和性之I_1植物就是持有S_aS_b基因，其餘I_1 植物的基因型可由其自交後代(I_2)來檢定。以所知的S_bS_b植物為父本，與各為13個體的I_2 為母本，其雜交後有兩種可能出現：

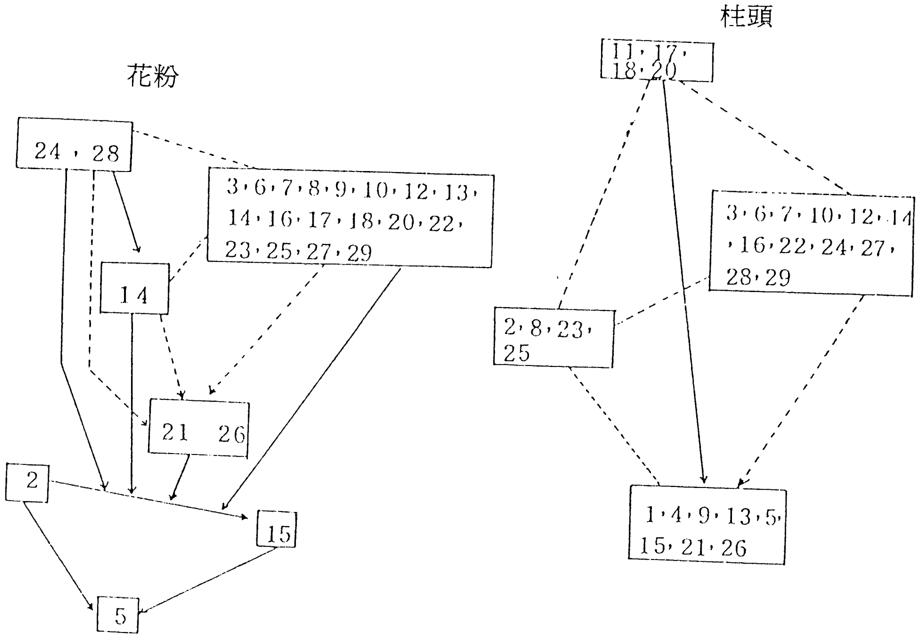


圖6. 芥藍之S基因的顯隱性或共顯性關係 (Tompson and Taylor 1966)
實線箭頭：上面群對下面群顯性。
虛線箭頭：兩群間的異型結合具共顯性或上面群對下面群顯性。
點線：相互共顯性。

(1).所有之雜交爲親和性者，此I_1親本即爲S_aS_a。

(2).部分爲雜交親和性(約爲3/4)其餘爲不親和性者，此I_1親本即爲S_aS_b。

此第 I 型之檢定三個基因型需要二世代。

可能性B：部分的雜交(約爲3/4)爲正反交不親和性，而其餘的雜交爲單方向的親和性(以I_0植物爲父本)。此單方向親和性I_1植物，就帶有基因型S_bS_b。因此，就可發現此爲第Ⅱ型，其餘之I_1植物，以S_bS_b爲父本行雜交，如雜交爲親和性者爲S_aS_a，不親和性者則爲S_aS_b。

可能性C：部分的雜交(約爲3/4)爲正反交皆爲不親和性，而其餘的雜交爲單方向的親和(以I_0植物爲母本)。此單方向親和性I_1植物，就帶有基因型S_bS_b。因此，就可發現此爲第Ⅲ型。其餘之I_1植物，以S_bS_b爲母本行雜交，如雜交爲親和性者爲S_aS_a，不親和性者則爲S_aS_b。

可能性D：其正反雜交皆爲不親和性，在此情況下行I_1 世代13個個體間行全互雜交，可能有下列之二種狀況出現:

(1).如全爲不親和性雜交，則此I_0親本即爲同型結合S_aS_a。

(2).如有親和性組合，則此I_0親本即爲異結合S_aS_b，因此我們就發現此爲第Ⅳ型。

此I_1正反雜交親和性植物即爲S_aS_a和S_bS_b，而其正反雜交皆不親和性者，即爲S_aS_b。有關此檢定之結果，列如下表可便於查對。

5.Sibs 和其他問題

表2. S基因顯隱性關係檢定表

類型		I		II		III		IV	
I_1世代	理論值 ＼ I_0 親本	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
S_a S_a	¼	+	+	−	+	+	−	−	−
S_a S_b	½	−	−	−	−	−	−	−	−
S_b S_b	¼	−	−	−	−	−	−	−	−
可能性		A		B		C		D	

－：雜交不親和　　＋：雜交親和

目前利用自交不親和性育成雜交一代品種，除了雜交優勢和有整齊性外，同時每年都具有同一性狀之品種栽培，因此爲農民之所歡迎。世界上進步的國家，其甘藍、孢子甘藍、結球白菜、花椰菜等幾乎都是雜交一代品種，此雜交F_1之育成，要能實用上到採種，最早也得7～8世代到完全育成也得要10世代以上，因此，育種目的之建立，育種材料之收集，以及形態上、生態上的選拔，都要事先就顧慮到，否則將浪費很多的時間和精力，且育種過程中，有些系統雖經歷年自交，永無法找到不親和性種子之存在，例如極早生花椰菜是個例子，同時，由於自交之不親和性機構，尙未完全明白，有些自交不親和性系統，其仍分離有自交親和和不親和之後代，而無法固定，此是否有所謂變更因子或平衡因子等之存在，尙不得而知。

其次此種F_1之雜交採種時，係由兩不相同的不親和因子相互雜交而成，此兩自交系之雜交得由昆蟲爲媒，昆蟲之帶花粉，不僅是行親本間的授粉，而且有同自交系內不同植物體間的兄妹授粉(sib-pollination)，和同一植物內的不同花朵的自花授粉 (self-pollination)此兩種授粉結果而產生非雜交性種子，稱之爲Sibs。因此，一個良好的雜交F_1品種，是不容許有過高的Sib的比例，此Sib之比例，除由不同的系統而有異外，同一系統也由不同採種地區或季節而有異，且同一植物的大小和花齡也有變化，尤其是花開時的溫度等條件而有改變，在超過25℃以上溫度時，自交系易轉變成弱的 sib-incompatibility，所以自交系的選拔，宜注意到對環境因子穩定的不親和性系統，其他採種時兩親本需有足夠的花粉供給，也即親本之種植比例能相近，花開時兩親本如不一致時，有一親本的早花和另一親本的晚花，都有Sibs之出現，將上述所說，可歸納下列幾樣事項，做成育自交系的參考:

(1).兩自交系親本，必需爲不同的S-allele 並爲雜交親和性。

(2).兩個自交親本的雜交F_1，必需具良好園藝性狀。

(3).每一自交系需具有穩定的自交和兄妹間交之不親和性。

(4).兩自交系的生育一致，尤其開花在同一時期。

三、種屬間雜交

1.意義

一個優良品種需有優良遺傳基因之蓄積。此遺傳因子在原有之品種系統內選拔時用分離

育種法，同一種內之數品種選拔時可用雜交育種法。但是一種內的遺傳基因之變異有所限制，欲育成品種的遺傳基因組合能力也有限。種屬間雜交係自異種屬導入有用之遺傳基因，為種內雜交所無法得到的形質。此種屬間雜交除二種親本之特性均等的併合一起，以種屬間雜種直接利用外，也可以原作物品種之一或二缺點，利用他種屬所發現具有的有用形質（耐病蟲性等)之基因導入。

2.染色體組與人為合成品種

Moringa與 U 根據染色體組與其相互種間交配後所得雜種，觀察染色體配對之結果，將 *Brassica* n=8(b)，9(c)及10(a)以一基種染色體組(monogenome)來表示。n=17，18及19為二基種染色體組(digenomeor amphidiploid)複合而成，即bc，ab，ac所組成(圖7)。之後由染色體數不同之種間雜交，證明了*Brassica*屬內之異質倍數性之存在。而*Brassica*屬內種間及*Brassica*與*Raphanus*之屬間雜交也很早就有此研究。細胞學上觀察此等屬間雜種的染色體配對情形，證明*Raphanus*之染色體組 R與Brassica之a、b和c有部分相同的關係，也即可能R與a、b、c源自同一染色體組進化而來的。

有關人為合成種屬間品種，除種屬間本身具交配親和性，在自然或人為選拔下可形成許多新品種外，另以人為異質倍數體之育成方面，也有許多之成就 (如圖9)。但有關此種屬間雜交之親和性及稔性問題再分述於後。

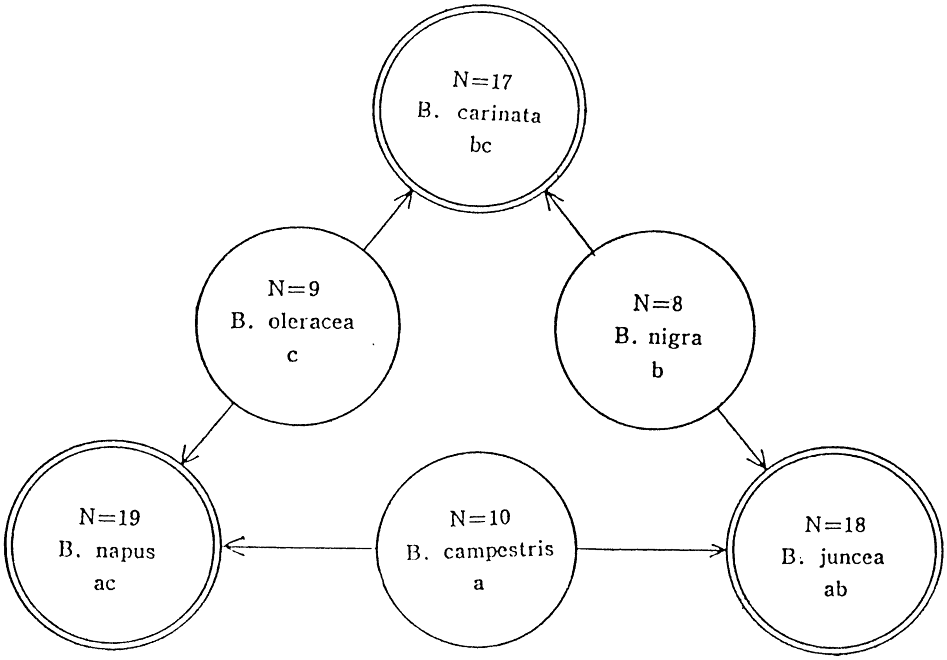


圖7. 蕓苔屬之 Genome 關係

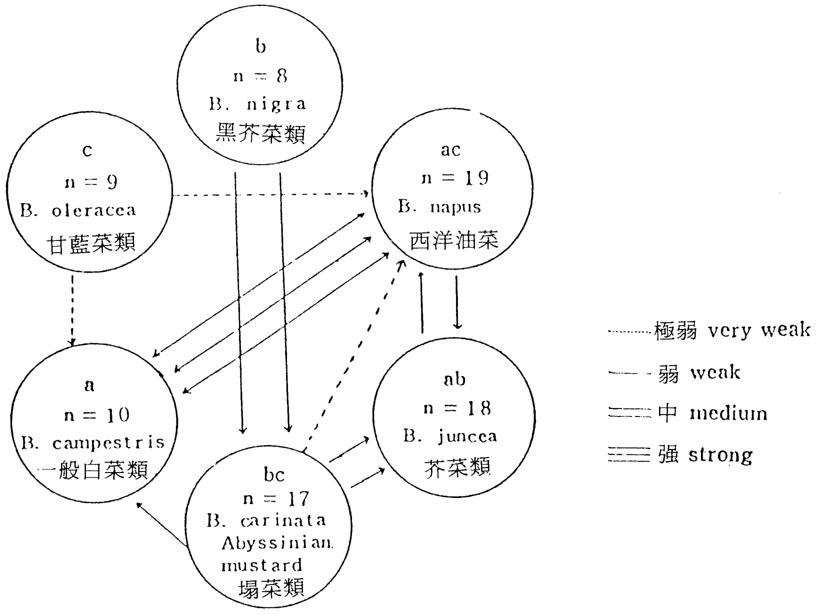


圖8.蕓苔屬之染色體組與交配親和性情形(柴田,1958)

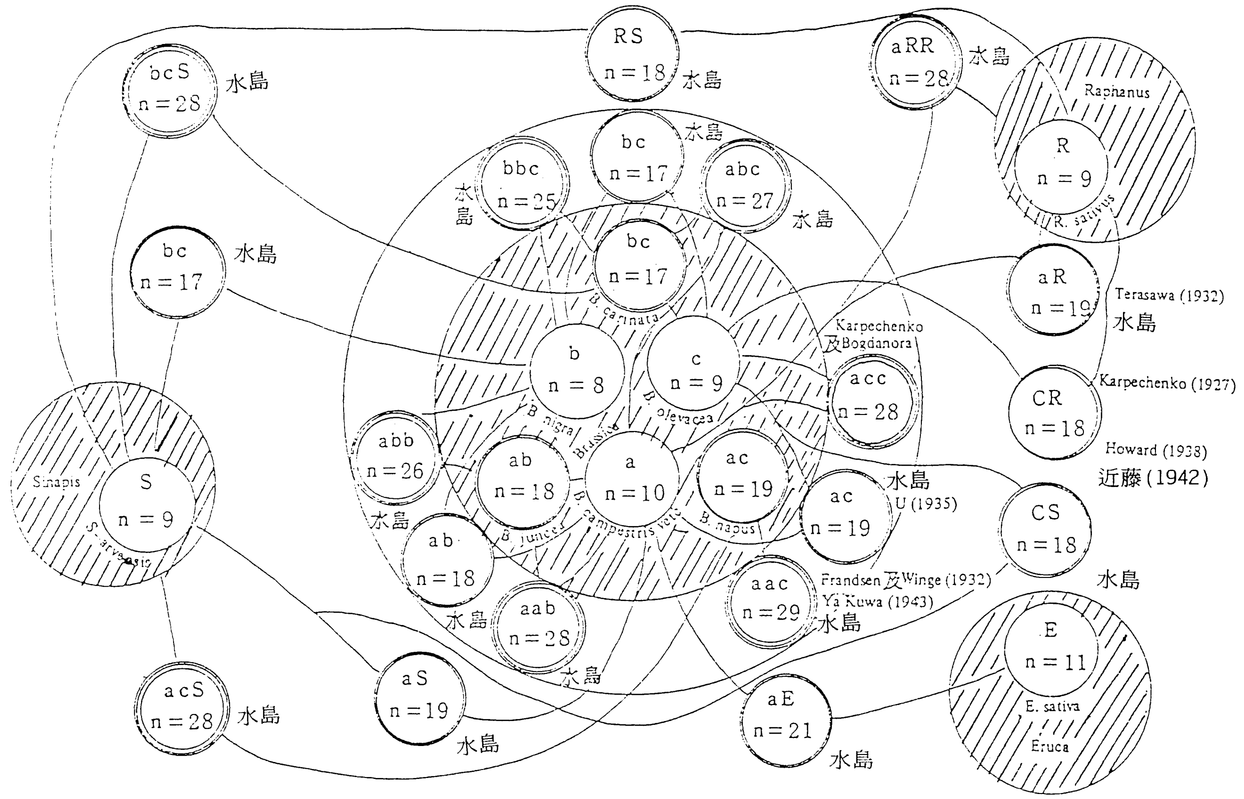


圖9.人爲異質倍數體之育成(水島,1952)

註: 染色體數以N表示。 斜線圓內係自然種。
異質倍數體係由人爲或自然形成,二元四倍體爲二重圓,二元及三元六倍體爲三重圓表示。

3.種屬間雜交法

種屬間雜交育種目前以*B. campestris*(2n=20)×*B. oleracea* (2n=18)合成*B. napus*(2n=38)，*R. sativus*×*B. oleracea* (2n=18)合成*Raphanobrassica*(2n=36)及*B. campestris*(2n=20)×*R. sativus* (2n=18)合成*Brassicoraphanus*(2n=38) 育種較多(圖10)。有關人為合成法以*B. napus*為例，Anderson 與Olsson(1959)推測有下列途徑:

(1).完全合成種之方法:

(A).二倍體個體間之正反交配:

a.以 2n=19(ac)之F_1形成非還元配偶子，而生成 2n=38(aacc)之F_2植物。

b.以秋水仙素處理誘成 2n=38(aacc)。

c.由endomitosis(核內分裂)使F_1形成 2n=38。

(B).四倍體個體之正反交配: 通常之育種法。

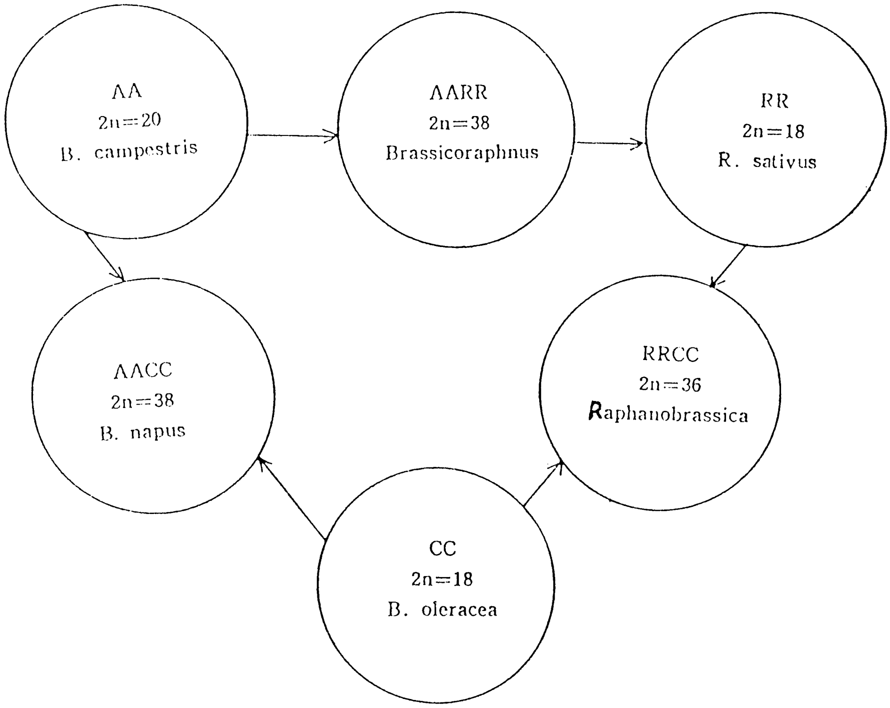


圖10.主要之人為合成菜類之染色體組

(C).二倍體與四倍體之交配使形成acc，aac或aacc個體。

(2).半合成種之方法:

(A).2n=19(ac)之F_1形成非還元減數卵，以自然之*napus*花粉交配作成。

(B).自然之*napus*逐漸導入新的*campestris*或*oleracea*之Genome:

a.首先*napus*以其基本種的*campestris*或*oleracea*行交配作成aac或acc。

此種非減數配偶子以*oleracea*(c)交配或以*campestris*(a)交配作成aacc。

b.以前項之aac或acc植物，行秋水仙素處理倍加，此複合二倍體aaaacc或aacccc植物，以*oleracea*(c)或*campestris*(a)交配以作成aacc。

4.種屬間親和性與稔性

Sinskaia(1927,1928)行廣泛的 *Brassica* 種間之雜交檢討交配親和性關係。水島(1952)以*Brassica*，*Sinapis*，*Eruca*及*Raphanus*四屬行廣泛之種及屬間交配，並將此屬間雜種行染色體倍加成複合二倍體行遺傳育種學之研究，並歸納交配之結果如下:

(1).種間之交配不一定全比屬間交配有較高之親和性，如:*R. sativus*和*B. oleracea*之屬間雜交比、*B. campestris*和*B. oleracea*之種間雜交具親和性。

(2).同一Genome之交配，其兩親本之品種或個體之差異，其雜交親和性有很大的差別。

(3).二基種與其所構成之Genome之一的一基種行雜交時，此一基種之Genome之異，其親和性有很大差別。

(4).親和性很低之種或屬間雜交得到很少的雜種外，常有與♀親本同樣的二倍性僞雜種(false hybrid)出現。

(5).雜種所得到之種子比僞雜種種子爲小，其長徑及短徑約爲僞雜種之70%以下。

(6).2N種屬間雜交時，常有父或母本之Genome重複而成三倍性雜種發生。

通常種屬間雜交親和性低，種子稔性也低或無。例如人爲合成 *napus*時，*campestris*和*oleracea*之交配其所獲得之雜種數很少，而需要行大量的交配。細田(1961)爲增加種間雜交率，經試驗結果認爲:

(1).接木法: 以cc爲砧木嫁接aa接穗，再以cc之花粉交配，無法得到雜種。而以aa爲砧木接上cc，再以aa之花粉交配可得到雜種。

(2).aa爲母本，交配前花柄注入硼酸水溶液100ppm，再以cc花粉交配，可得到雜種。

(3).2N之aa爲母本，以4N之cccc行受粉，也可得到雜種。

(4).cc爲母本，以aa花粉行交配，結莢良好者行胚培養。

其他也可利用中間雜交植物之利用，例如*R. sativus*與*B. oleracea*對*B. carinata*與*B. napus*之雜交很困難，以*R. sativus* 與*B. oleracea*之複合二倍體*Raphanobrassica*則很容易與 *B. carinata*，*B. napus*雜交(Karpechenko,1937)。

5.僞雜種之成因

有關僞雜種之可能引起之原因可列出如下數項:

(1).眞正雜種而母本之形質表現完全爲顯性。

(2).除雄作業未徹底而自交受精或由鄰花授粉所引起。

(3).雄核未受精，其中心細胞(極核合一而成)發達成之二倍性胚。

(4).母本個體之營養組織(珠心等)之異常胚所發生。

(5).正常之半數性卵的染色體倍加所形成之單爲生殖發達而成。

(6).異常分裂所形成之三倍性卵之單爲生殖發達而成。

十字花科之所發生之成因，以最後二者之可能性爲大。 U(1935)認爲*Brassica*之二倍性，並不是非還元性配偶子所形成。僞雜種之成因由異種花粉之刺激，半數性卵於卵細胞分開之初期染色體倍加，而形成的二倍性單爲生殖。由此染色體倍加之卵，再與雄核結合時，母

本則形成三倍性雜種。父本之 Genome 倍加之三倍性雜種則由卵核與二個雄核之triple fusion形成。Robbelen (1966)以*B. oleracea*，*B. campestris*及 *B. napus*相互雜交結果，親和性低之組合產生較多之僞雜種；親和性高之組合則母本之Genome重複之三倍性雜種出現頻度增加。

6.僞雜種之固定情形

有關十字花科蔬菜僞雜種固定的情形，如戶刈.菅野(1950)以*B. napus*(♀) × 聖護院蘿蔔(♂)結果: 由同一母本所誘導之系統間，其形質差異性大。而行*B. napus*之自交授粉者則其系統無此變異性。伊藤、治田、光島(1949) 以芝罘白菜、京都白菜3號爲母本，分別以葉牡丹和聖護院蘿蔔爲父本交配結果，則發現僞雜種所繁殖個體間之變異少，所得系統具整齊性，而也有數系統後代形質，也有分離現象。另 Robbelen(1966)以*B. oleracea*之紅色莖葉系統(RR)與綠色系統(rr)的雜種(Rr)，用 *B. campestris*爲父本行授粉，在54個體的僞雜種中，紅:綠爲26:28(約1:1)，其後代之系統，未見有分離現象，皆爲 Homo。還有西貞夫等(1964)以 *R. sativus*之白色根品種與紫色根品種之F_1爲母本，以各種*Brassica*行授粉，在47個體僞雜種中紫色:白色爲23:24。白色根之次代全爲白色根。紫色根之次代則除有紫色外，尚有不完全著色個體出現。因此，在目前所得資料內有表示分離者，也有表固定者，育種上利用僞受精以達到固定的有效方法，似尚感不安定。

7.種屬間之實用化情形

在實際實用化者如結球白菜軟腐病抵抗品種 "Hiratsuka 1 號" 之育成(淸水、金澤等，1962)，係利用由*B. campestris* ×*B. oleracea* 之雜種西洋油菜*(B. napus)*，將其抗病性導入結球白菜內。又如西貞夫(1980)之白藍菜之育成，係利用結球白菜與甘藍以人爲合成結球性之*B. napus*。此白藍菜具結球白菜之多汁、柔軟、纖維少，同時具有甘藍之甜味、耐熱，又對於軟腐病有較强的抵抗性。生井、細田 (1967)以蕪菁(a)× 球莖甘藍(c)人爲合成耐寒、高產之瑞典蕪菁(Rutabagas)。

最近日本之私人公司以甘藍類×白菜類之胚培養F_1爲材料，用雙雜交方法育成千寶菜一號和二號(圖11)。千寶菜一號之葉色濃綠色類似小白菜，具有甘藍類的甜味。千寶菜二號之葉色比一號爲淡，葉呈波狀。此二品種除對軟腐病有抵抗性外，耐熱和耐寒性强，並含高量維他命等，該品種已推廣深獲好評。

四、雄性不稔之利用

*B. oleracea*與*B. campestris*之主要十字花科蔬菜，因具有自交不親和性基因存在，而*B. napus*與*B. junceaa* 不存在自交不親和性基因，尚未有F_1品種育成，但是近年來利用雄不稔以育成F_1品種之研究已極積進行中。

雄性不稔之遺傳形式可分爲二類:

1.基因型雄性不稔(genic male sterity):係由核內之基因所控制 。

2.基因與細胞質雄性不稔(gene-cytoplasmic male sterity)：係由基因與細胞質之相互關係所控制。通常稱之爲細胞質雄性不稔。

目前F_1種子之生產仍以細胞質雄性不稔爲主。就其利用技術分別說明如下:

1.基因型雄性不稔

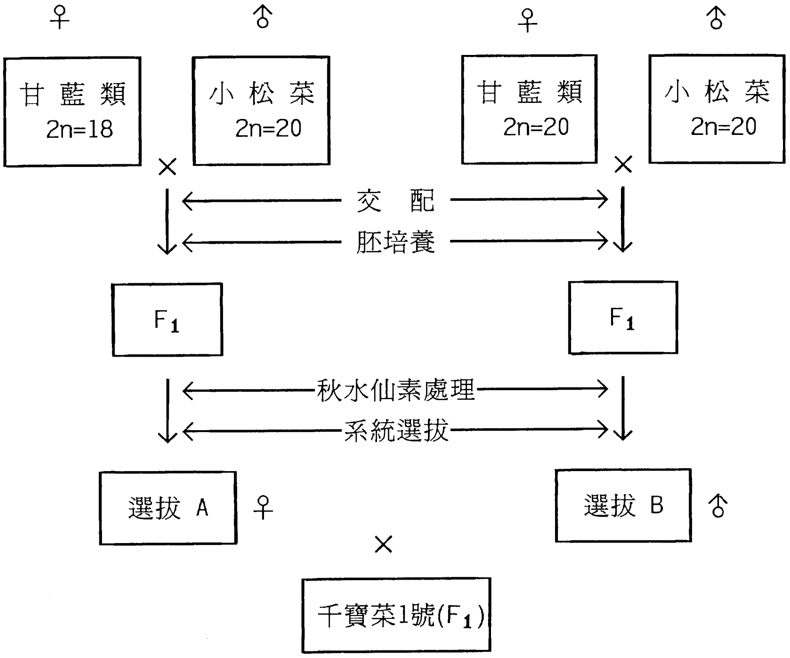


圖11. 千寶菜1號之育成模式圖

通常爲一對隱性基因所控制，爲維持雄性不稔系統 A-line(msms)，需要有基因 Msms 之維持系統B-line行雜交。而檢定出此異型結合體 (hetrozygous)時，需要個體別與A-line雜交，於次代選出雄性不稔與雄可稔爲1:1分離比的個體。然後F_1 之採種時，以A-line和C-line於隔離地栽培，從A-line採種(圖12)，而A-line之可稔個體，由雄性不稔基因之外表形狀或由其與連鎖之記號基因(marker gene)所形成之性狀識別，於開花前拔除。

最近由組織培養行A-line之雄性不稔個體於試管內大量繁殖。以此不稔個體群與C-line隔離採種，可免除間拔可稔株之困難和手續。

該基因型雄性不稔，目前以自交作物利用爲主，十字花科蔬菜之利用尚未見。

2.細胞質雄性不稔之利用

以雄性不稔的細胞質與雄性不稔基因，及稔性回復因子之關係來控制雄性不稔與可稔，其F_1種子生產之體系如圖13。

雄性不稔株可由偶然機會發現，或由種間屬間雜交之後代行連續回交而發現。由此雄性不稔系統與欲雜交之品種行個體間雜交，以F_1，F_2與親本行回交，由此F_1之雄性不稔與可稔個體之分離情形，以判定供試品種之維持系統和稔性回復系統之利用可行性。

其F_1全部爲雄性不稔者，即爲與雄性不稔系統持有不同細胞質 (N細胞質)而其核具有rf同型結合基因存在。以此行5～6次的B-line回交後，即可育成A-line。此A-line除特有細胞質外，皆與B-line具相同之遺傳組成。

最近，細胞融合技術之發達，在短時間內可育成持有異型細胞質而同型基因的系統。最初由相對細胞融合成體細胞雜種，由再分化的分離選出持有新細胞質的雄性不稔系統。

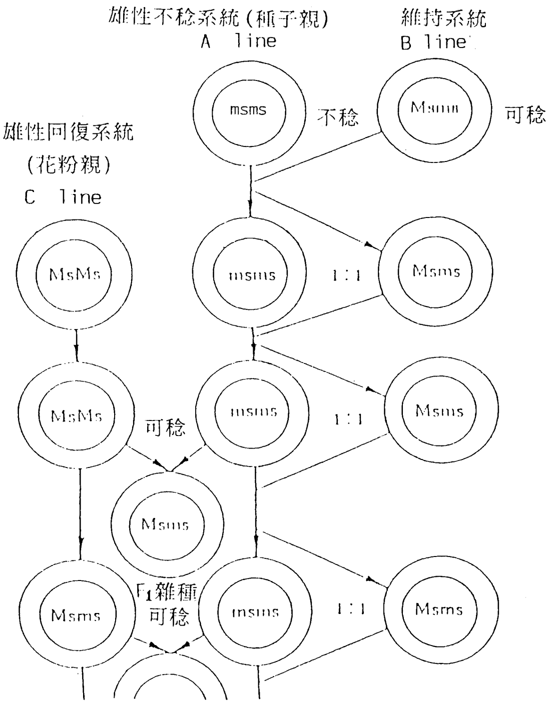


圖12. 利用基因性雄性不稔之F_1種子採種體系
ms：雄性不稔因子，Ms：稔性回復因子

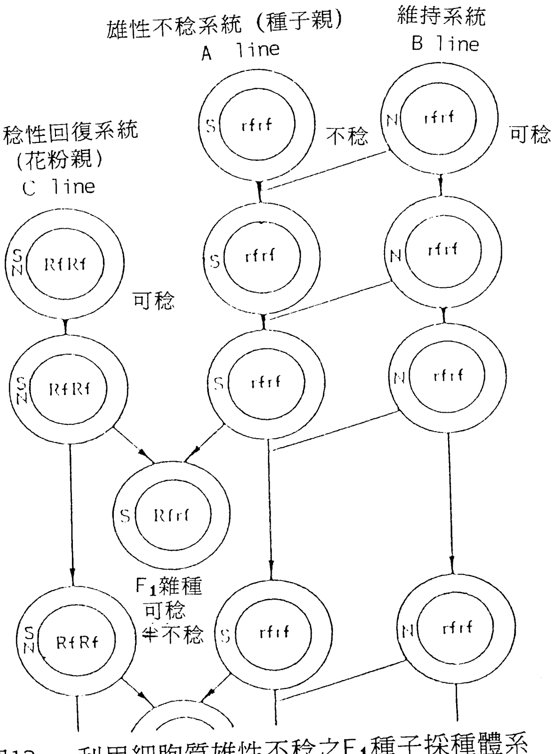


圖13. 利用細胞質雄性不稔之F_1種子採種體系
rf：雄性不稔性， Rf：稔性回復因子

以細胞質供給體之protoplast行 X光線照射處理使其核變成不活性化，另以所要育成之品種的protoplast行Iodineacetoamide處理使其弱體化，兩者行非對稱細胞融合以提高獲得雜種細胞的頻度。再由雜種細胞使其再分化。如此得到所欲育成品種的核，具有細胞質雄性不稔系統(圖14)。

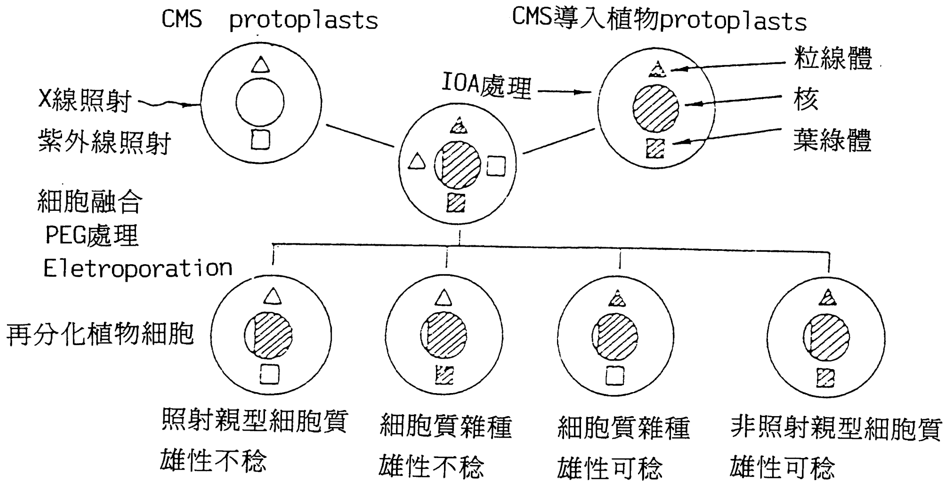


圖14. 利用非對稱細胞質融合以作成細胞質雄性不稔系統

爲育成優良之F_1雜種，A-line 必需選取具有高組合力的 C-line作爲雜交。通常是以雜交F_1行組合力檢定以確定所需選拔 C-line 的品種。所選出之品種要行F_4～F_5世代，或以花粉、花藥培養作成自交系，分別再與 A-line作雜交組合力檢定，如 F_1需要爲稔性時，則C-line需要有稔性回復因子之存在。

細胞質雄性不稔之穩定性仍受環境的影響，尤其是高溫條件可回復成稔性。因此F_1種子也有本身A-line系統混合之危險，與利用自交不親和性不穩定系統的Sibs問題相似。然而以細胞融合法，新細胞質的利用較爲容易。因此可得到許多異型細胞質而同型基因的系統。將此等系統再行溫度對稔性回復程度的檢定後，需可選拔出穩定性的細胞質雄性不稔系統。

3.*Brassica*及其近緣種之細胞質雄性不稔性

(1).Ogura CMS

Ogura 於1968年於蘿蔔上最早發現CMS，而蘿蔔之CMS也發現有稔性回復因子之存在。但是將此不稔細胞質導入*Brassica*後，則無稔性回復因子，後代全爲雄性不稔。同時於低溫下，引起黃化現象(chrolosis)及蜜腺之發育不良。

雖然有此缺點，但是該CMS很穩定。於1983年Pelletien以持有 Ogura CMS不稔細胞質的*B. napus* 與一般 *B. napus*行細胞質融合，而作出不發生黃化的CMS系統。使Ogura CMS系統之利用於蕓苔屬蔬菜成爲可能了。

另一方面自 *Raphanus* 導入稔性回復因子，卻因導入後也導入了不良之性狀。而蜜腺則由核之遺傳背景發育程度有所差異，只要有適當之維持系統育成的話，亦可解決問題。

目前自*Raphanus*之細胞質導入*Brassica*時，由於發生黃化及蜜腺之不發達，自遠緣引入細胞質所育成之CMS系統，又有不適之性狀，要達F_1 之實際應用尚有待研究。

(2).Nap CMS

Thompson(1972)，志賀、鳥場等各在 *B. napus*發現CMS，此CMS在*B. napus*約2/3品種皆有存在。同時也發現其稔性回復因子之存在。因此只要育成維持系統的話，就可選拔許多供爲花粉親的品種。

但是*napus*之CMS穩定性差，栽培溫度超過20℃以上時稔性就回復。非得選開花期之氣溫在比較低的地區不適宜採種。目前F_1之採種利用研究尚無多大進展。

另一方面，與*napus*親和性高的*B. campestris*內也有細胞質雄性不稔之存在。而*B. campestris*大多品種中卻不存在稔性回復基因。在var. *rapifera*中已發現有稔性回復基因了。現在在*campestris*所發現之CMS對溫度之穩定性比*napus*爲高。

(3).*B. juncea* CMS

Anard (1985)發現*B. juncea*之CMS。此 CMS爲花藥成花瓣化或雌蕊化，對溫度反應顯穩定，但*juncea* 稔性回復系統的存在很少。且此類之研究不多。我國*juncea*之利用很多，今後期待有所進展。

參 考 文 獻

1.沈再發、廖公益 1975 影響葉深甘藍自交不親和性之因素及其自交不親和性之打破 農林廳種苗繁殖場試驗報告 第四輯13-22

2.水島宇三郎 1952 アブラナ類の核遺傳學的研究 日本東北大學遺傳育種研究室 pp. 1-112

3.西貞夫、栗山尙志、平岡達也 1964 アブラナ科蔬菜の種間および屬間交雜に關する研究 I. Pseudogamyによる傾母雜種(matroclinous hybrid)の利用について 日本園試報告 3:161-250

4.細田友雄 1961 ブラシカ屬內ゲノム合成によるナプス型作物の育成に關する研究 日本東京教育大學農學部紀要第7號 1-74

5.蔬菜種子生產研究會 1988 育種および原種生產における雄性不稔の利用 バテクによる野菜の採種 p.261-276

6.Haruta, T. 1962. Studies of self-and cross-incompatibitity in cruciferous vegetable. Takiipl. Breed. Exp. Stn. Kyoto. Japan. Res. Bull. No. 2. 1-169.

7.Johnson, A. G. 1971. Factors affecting the degree of self-incompatibility in inbred lines of brussels sprouts. Euphytica. 20: 561-573.

8.Johnson, A. G. 1972. Some cause of variation in the proportion of selfed seed present in F_1 hybrid seed lots of Brussels sprouts. Euphytica, 21: 309-316.

9.Namai, H., M. Sarashima, and T. Hosoda, 1980. Interspecific and inter-generic hybridization breeding in Japan. Brassica crops and wild allies. Jap. sci. soc. Press. Tokyo. P. 191-201.

10.Nishi, S. 1980. Differentiation of Brassica crops in Asia and the breeding of HAKURAN, a newly synthesized leafy vegetable. Brassica crops and wild allies. Jap. Soc. Press. Tokyo. P. 145-149.

11.Tuompson, K. F. and J. P. Taylor. 1966. Non-linear dominance relationships. Heredity. 21: 345-362.